Karyokinese des Spermakerns.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

bei der

Philosophischen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Franz Doflein
aus Paris.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Bonn.

Sonder-Abdruck aus dem Archiv f. mikrosk. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte Bd. 50. Verlag von Friedrich Cohen.

(1898)

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553806_0169

Nachdem Richard Hertwig in seiner jüngsten Publikation (96) festgestellt hat, dass bei parthenogenetischer Entwickelung des Eikernes von Seeigeln aus der achromatischen Substanz ein dem Centrosoma homologes Gebilde entsteht, war es von Wichtigkeit zu erfahren, wie sich das Centrosoma resp. die achromatische Substanz bei selbständiger Entwickelung des Spermakernes verhielte. R. Hertwig selbst hat in seiner Abhandlung das Problem bereits formulirt, indem er annimmt, „dass das Centrosoma des Samenfadens von nucleärer Herkunft ist und die achromatische Substanz des Samenkerns repräsentirt."

Den letzteren Theil dieser Annahme, welcher übrigens in seiner Lösung auch auf den ersten Theil Licht zu werfen geeignet ist, habe ich zum Gegenstand der vorliegenden Untersuchung gemacht. Den Hinweis auf das Thema der Arbeit sowie vielerlei Angaben über die Behandlung des Materials verdanke ich meinem verehrten Lehrer Herrn Professor R. Hertwig, dem ich hierfür, sowie für seine vielseitige Unterweisung und Förderung tiefen Dank schulde.

Auf eine genaue Besprechung der einschlägigen Literatur brauche ich mich nicht einzulassen, da dieselbe in den Referaten Erlanger's im zoologischen Centralblatt (96 1—3) sowie der Arbeit meines Lehrers ausführlich und kritisch gewürdigt ist; auf die seit der Redaktion der letzteren erschienenen Arbeiten aus dem Gebiete werde ich im letzten allgemeinen Abschnitt der gegenwärtigen Untersuchung eingehen.

I. Beschaffung und Behandlung des Untersuchungsmaterials.

Um meine Resultate direkt mit denjenigen R. Hertwig's vergleichen zu können, wählte ich als Untersuchungsobjekte die Geschlechtsstoffe von Seeigeln, indem ich durch Behandlung mit Narkoticis eine normale Befruchtung verhinderte. Ich verschaffte

mir das Material bei einem zweimaligen Aufenthalt in der zoologischen Station zu Rovigno im April und September bis Oktober 1896. Ich möchte an dieser Stelle dem bayerischen Kultusministerium und der Direktion des Berliner Aquariums für je einmalige Anweisung eines Arbeitsplatzes in der Station meinen Dank aussprechen. Ferner habe ich Herrn Dr. Hermes, dem Direktor des Berliner Aquariums und damit der Rovigneser Station, für viele Liebenswürdigkeit, die er mir während meines Aufenthaltes erwies, herzlichsten Dank abzustatten.

Die Seeigel, welchen Eier und Sperma entnommen wurden, gehörten den Arten Sphaerechinus granularis und Strongylocentrotus lividus an, und zwar wurde bei den Befruchtungsversuchen Bastardirung vermieden. Eine Serie von Eiern wurde $1^1/_2$ Minuten nach Zusatz des Samens mit 0,5% Chloralhydratlösung behandelt. Durch eine solche Behandlung wird zunächst die Bewegungsfähigkeit der Vorkerne aufgehoben, weiterhin aber ihre Vereinigung gänzlich verhindert, so dass beide zu selbständiger Entwickelung gelangen. All dies haben bereits die Brüder Hertwig in ihrer Abhandlung „Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien" (87) festgestellt.

Nach einer Viertelstunde wurde die Giftlösung durch frisches Meerwasser ersetzt und das Chloralhydrat durch mehrfaches Wechseln desselben nach Möglichkeit ausgewaschen. Es wurde schon am frischen Material eine Weiterentwickelung, Strahlung u. s. w. festgestellt; diese Befunde wurden am Material, welches mit Pikrinessigsäure konservirt, mit Boraxkarmin gefärbt und in Nelkenöl untersucht wurde, bestätigt. Da jedoch an den ganzen Objekten feine Details nicht studirt werden konnten, so wurde das Material in Paraffin eingebettet und die weitere Untersuchung an feinen Schnitten fortgeführt. Die letzteren wurden in der Dicke von 2, 4 und 6 μ angefertigt und zum Theil mit Safranin, zum Theil mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin gefärbt. Letztere Färbung wurde mittelst der Eisenalaunbeize erzielt, und da ich mit derselben gute Resultate hatte, habe ich Heidenhain's neueste Angabe (96) nicht berücksichtigt. Ein Theil der Serien war mit Bordeauxroth vorgefärbt worden.

Eine zweite Portion Eier war zum Zweck der Polyspermirung mit einer 0,2 %tigen Lösung von Strychnin (S. nitricum)

behandelt worden. Merkwürdigerweise erwiesen sich die Seeigeleier als ziemlich widerstandsfähig gegen dieselbe, und ich musste, um zum gleichen Resultat zu gelangen, die Lösung länger einwirken lassen, als es in den Hertwig'schen Versuchen geschehen war. Da ich nicht mehr hinreichend Zeit hatte, vielerlei Versuche anzustellen, erhielt ich nur ziemlich stark polysperme Eier. Dieselben wurden in der gleichen Weise wie die oben besprochene Serie zur Untersuchung vorbereitet. Im Grossen und Ganzen haben sie mir nur die Resultate der ersten Serie bestätigt, doch lieferten sie auch einige wichtige Ergänzungen und neue Thatsachen. Die Beobachtungen der Gebr. Hertwig über die Wirkungsweise der beiden Gifte kann ich vollkommen bestätigen, insbesondere ist es auch mir aufgefallen, dass Chloralhydrat die Plasmastrahlungen fast vollständig aufhebt, während sie durch Strychnin vermehrt werden.

Ehe ich meine Resultate im Speciellen bespreche, möchte ich die Bemerkung vorausschicken, dass natürlich der Zusammenhang der Stadien nur erschlossen ist; ich reihe die verschiedenen Bilder aneinander, wie ich sie eben durch Uebergänge mit einander verknüpft finde. In diesem Sinne sind Ausdrücke wie „Form a schlisst sich an Form b an", oder „a verwandelt sich in b" u. s. w. zu verstehen.

II. Die Umwandlungen am Samenkern im Ei bei Verhinderung der Kopulation.

Die erste Portion von Eiern war 15 Minuten nach dem Zusatz des Samens, somit 5 Minuten nach dem Auswaschen der Chloralhydratlösung konservirt worden. Wie dies bereits in den Untersuchungen der Brüder Hertwig hervorgehoben ist, findet man bei experimentell geschädigten Eiern unter dem gleichzeitig abgetöteten Material die verschiedenartigsten Stadien vor, woraus jene Forscher den sicherlich einwandsfreien Schluss zogen, dass die aus dem Ovarium entleerten Eier durchaus kein gleichartiges Material darstellen, dass die Widerstandskraft gegen schädigende Einflüsse individuell schwankt.

Somit konnte schon an dieser ersten Portion eine ganze Reihe von Veränderungen konstatirt werden. An den frühesten Stadien war Mittelstück und Spermaköpfchen deutlich zu unterscheiden; letzteres wies die typische Form auf, wie sie Wilson,

Hertwig u. A. in neuerer Zeit abgebildet haben (Fig. 1). Manchmal war das Köpfchen etwas gekrümmt, so dass es auf dem Schnitt aus 2 Theilen zu bestehen schien, indem eine mittlere Portion durch den vorhergehenden Schnitt weggenommen war (Fig. 14). Bei einigen Spermakernen war um das Mittelstück eine geringe Strahlung noch vorhanden (Fig. 12), doch auch diese verschwand in den folgenden Stadien, wohl in Folge der Nachwirkung des Chloralhydrats, so dass eine Epoche folgt, in welcher in sämmtlichen Eiern keine Spur von Strahlung mehr nachzuweisen ist (Fig. 1, 2).

Das Mittelstück erscheint als feinkörnige Kappe dem Spermaköpfchen aufsitzend; in den Safraninpräparaten und selbst manchmal in solchen mit Heidenhain'scher Färbung zeigt es sich scharf umrandet, dabei durchsichtig und von eigenthümlich glasartigem Aussehen. Die Conservirung hat ferner den Spermakern in verschiedenen Stadien der Drehung überrascht, so dass das Mittelstück bald centrifugal, bald centripetal gerichtet ist; daneben finden sich alle Uebergänge zwischen diesen extremen Stellungen (Fig. 12, 14, 23).

Während noch Spuren der Strahlung sichtbar sind, oder auch nach deren vollständigem Schwund beginnt der Kopf des Spermakerns seine schlanke Gestalt aufzugeben, er wird gedrungener, schliesslich fast kugelig. Dieser Kugel sitzt an einem abgeplatteten Ende das Mittelstück in Gestalt einer kleinen Halbkugel auf. Dieselbe breitet sich manchmal einigermaassen auf der Oberfläche des Spermakopfes aus; öfter jedoch sieht man die Substanz des letzteren, von diesem Stadium an, das Mittelstück wulstig umfassen (Fig. 3, 4).

Die hier anschliessenden Bilder lassen auf verschiedene Typen der Weiterentwickelung schliessen. Hauptsächlich kann man zwei Entwickelungsreihen annehmen; an jeden dieser Haupttypen schliessen sich Modifikationen an, welche durch das frühere oder spätere Auftreten einer Flüssigkeitsvakuole um die Kernmasse bedingt ist.

Erster Entwicklungstypus.

Die ersten Stadien dieser Umbildungsreihe zeigen das Gemeinsame, dass die achromatische Substanz bei ihnen in kompakten Massen auftritt.

Während die letzten betrachteten Bilder den Spermakern noch in die zwei typischen Stücke getheilt aufwiesen, in das chromatische Spermaköpfchen und das achromatische Mittelstück, sind jetzt weitere morphologische Differenzirungen zu bemerken. Die achromatische Substanz ragt an mehreren Stellen aus dem noch fest zusammengeballten Chromatinklumpen in Form von Kugelausschnitten hervor. In vielen Fällen sitzen sie wohl auch dem Chromatin nur oberflächlich auf. Betrachten wir zunächst den einfachsten Fall, wenn nur zwei solche Gebilde auftreten! Wir haben dann das Bild einer sich bildenden Spindel, wie es uns von Protozoen, bes. von Infusorien ja hinreichend bekannt ist: einen chromatischen Kern, an welchen an zwei opponirten Enden sogenannte Polplatten aufsitzen. Von dem eigentlichen Mittelstück ist nichts mehr zu sehen: seine Substanz ist zu den Polplatten verbraucht worden (Fig. 6, 7, 8, 11, 24). Ganz neuerdings hat Mitrophanow sehr ähnliche Bilder auch von Collozoum gegeben (196).

Auf welchem Wege dies geschieht, darauf weisen uns eine Reihe von Bildern hin, welche in den Fig. 4, 5, 6, 9, 10, 13, 23 dargestellt sind. Man hat direkt den Eindruck, als ob die achromatische Substanz des Mittelstückes allmählich in den Chromatinklumpen hineinwachse oder von diesem mit einem ringförmigen Wulst überwachsen würde. Diesen Vorgang sehen wir eingeleitet in Fig. 4. In den Fig. 9 und 10 sahen wir die achromatische Substanz bereits in zwei kugelige Körper getheilt. Die Figuren stellen optische Schnitte durch denselben Spermakern bei verschiedener Einstellung dar. Bei oberflächlicher Einstellung sieht man aus der gefärbten Substanz nur ganz kleine achromatische Aufsätze hervorragen, bei tieferer Einstellung erkennt man einen viel grösseren Kreis, der sich weit ins Chromatin hineinerstreckt. Die Rekonstruktion ergibt also zwei kugelige Körper, welche von entgegengesetzten Polen tief in die Masse des ursprünglichen Spermaköpfchens hineinragen und sich mit ihren centralen Enden fast berühren. In ihrem optischen Verhalten und ihren Färbungsreaktionen stimmen diese Gebilde durchaus mit der Substanz des Mittelstückes überein, von welchem sie ohne allen Zweifel abstammen. (Ob eine Durchwachsung des Chromatins stattgefunden hat, oder ob sich das Achromatin an

der Oberfläche desselben getheilt und sich nachträglich erst so angeordnet hat, ist aus meinen Präparaten nicht zu ersehen.)

Mitunter zeigen sie auch jenes glasartige Aussehen, wie ich es oben für das Mittelstück erwähnt habe und wie es R. Hertwig für spätere Stadien der parthenogenetischen Entwickelung des Seeigeleies für die achromatische Substanz geschildert hat (96).

Zweipolige Figuren sind nicht gerade selten; ebenso häufig findet man aber in diesem Stadium Figuren, welche 3 oder 4 Pole aufweisen. Einen Kern, welcher im Begriffe ist, sich zu einer solchen umzuwandeln, zeigt Fig. 5. Wir sehen den Chromatinmantel an mehreren Stellen von Anhäufungen achromatischer Substanz durchbrochen.

Sowohl bei den zweipoligen als auch bei den mehrpoligen Figuren tritt eine Weiterentwickelung dadurch ein, dass die achromatischen Kugeln oder Klumpen kegelförmig auswachsen. Die ersteren ergeben dann eine schöne Spindelfigur, bei welcher sich an die kegelförmigen noch gänzlich homogenen Polplatten ein äquatorialer Ring von ebenfalls homogenem Chromatin angliedert. Von Chromosomen ist keine Spur zu sehen, ebensowenig ist in den meisten Fällen eine Granulation in der Aequatorialplatte zu erkennen; selten unterscheidet man in einer selbst mit fein vertheiltem Chromatin durchsetzten Masse einige unregelmässige, grössere Klumpen dieser Substanz (Fig. 11, 8, 6, 29).

Während des ganzen Vorganges war von einem distinkten Centrosoma nichts zu entdecken. Die Strahlung im Plasma ist auf diesem Stadium gänzlich verschwunden.

Die mehrpoligen Figuren haben mittlerweile die von den Gebr. Hertwig schon früher beschriebene Form angenommen: die Umbildungsstadien des Spermakerns zur Ordenssternfigur (Fig. 15, 16). Auch hier sind die Polplatten kegelförmig ausgewachsen; dieselben sitzen central dem Chromatin auf, oder ragen in dasselbe hinein; dieses hat entweder noch kompakte Beschaffenheit, es kann auch ringartig verschmälert sein und wie ein Wulst über die achromatische Substanz vorragen (Fig. 16). Nicht selten entsteht auf diese Weise eine sehr zierliche ornamentale Figur.

Dieselbe ist gegen das umgebende Plasma scharf abgesetzt,

auch in ihrem achromatischen Theil. Die Substanz des letzteren erscheint bisweilen fein granulirt, gewöhnlich ziemlich homogen. Bei den mehrpoligen Formen habe ich bisweilen auf diesem Stadium eine ganz geringe Streifung von der chromatischen Platte gegen die Pole hin gesehen. Doch ist dieselbe nur sehr unbedeutend und beeinträchtigt die Wirkung der Polplatten als einheitlicher Körper nicht (Fig. 16).

Bei den zweipoligen Gebilden ist es nun geradezu ein Ausnahmefall, dass die beiden Pole einander diametral gegenüber stehen; statt im Winkel von 180°, divergiren sie vielmehr in einem Winkel, welcher um 120° schwankt. Dieser Befund ist sowohl für unsern speciellen Fall, als auch allgemein genommen nicht uninteressant. Ich werde darauf später zurückkommen.

Während die Polkegel sich in die Länge strecken, erfahren sie eine merkwürdige Umbildung. Die Substanz, welche vorher in der oben geschilderten Weise mehr oder weniger homogen war, erhält nun ein lockeres Gefüge, sie wird deutlich faserig. Dabei geht dieser Vorgang nicht an beiden Polkegeln gleichmässig vor sich, sondern es kann der eine von ihnen noch gänzlich homogen sein, während der zweite bereits eine auffallende Streifung zeigt (Fig. 18, 19). Bei den dreipoligen Spindeln kommt es vor, dass 2 Pole faserige Differenzirungen zeigen, während der dritte homogen ist, u. s. w.

Bei der geradlinigen Ausbildungsform erhalten wir so ohne Weiteres ein typisches Spindelbild ohne Centrosomen, welches an die Anfangsstadien der Mitosen bei den Nebenkernen von Infusorien erinnert; dabei ist die Aequatorialplatte nur durch einen kompakten Klumpen von Chromatin vertreten. Die geknickte Spindel gelangt auf gleich zu besprechenden Umwegen manchmal zu einer ähnlichen Ausbildung, während die mehrpoligen Figuren mannigfachen Umbildungen unterliegen.

Die Veränderungen, welche an den zweipoligen Spindeln zunächst vor sich gehen, sind besonders deswegen interessant, weil sie uns gewisse Einblicke in die Wirkungsweise der achromatischen Substanz erlauben. Die Fig. 22 und 27 zeigen uns verschiedene Stadien einer solchen Umbildung. Fig. 27 lässt sich direkt von der geknickten Spindel ableiten. Von den beiden Polkegeln haben sich Fasern abgespalten und zwar nach der inneren Seite des stumpfen Winkels zu. Die von den beiden

Polen abgespaltenen Fasern haben sich in der Aequatorebene vereinigt, und es ist damit eine ziemlich reguläre Spindel entstanden, welche allerdings nur in ihrer einen Hälfte Chromatin enthält. Ein ähnlicher Vorgang hat bei dem Kern in Fig. 22 stattgefunden. Hier handelt es sich um eine gerade zweipolige Spindel; man kann die ursprünglichen Spindelkegel noch deutlich erkennen, wenn sie auch wohl an Volum abgenommen haben. Auch hier hat eine Abspaltung von Spindelfasern stattgefunden; man kann wohl annehmen, dass die Spindel durch die Druckwirkung der abgespaltenen Fasern erst nachträglich gerade gestreckt worden ist. Dafür spricht der Umstand, dass die Fasern nur nach der einen Seite hin über die Grenze des Chromatins hinausreichen. Dabei hat sich die weitere Complikation ergeben, dass die sehr zahlreich nach der Winkelseite abgespaltenen Fasern im distalen Theil (in Bezug auf den Chromatinklumpen gesprochen) begonnen haben zu einem dritten Pol zu verkleben.

Ein weiteres Entwickelungsmoment betrifft das Chromatin; dieses zerfällt auf Stadien, welche mit den letztbesprochenen zusammenfallen, oder sich an sie anschliessen, in Chromosomen (Fig. 26). Bei besonders klaren Figuren kann man recht schön sehen, wie an jedes Chromosom ein bis mehrere Spindelfasern herantreten. Späterhin wird die Theilung besonders bei den zweipoligen Spindeln nicht selten zu Ende geführt. Ein gutes Bild der Tochterplatten erhielt ich nicht; daher bilde ich kein solches ab.

So ist denn in diesen sämmtlichen Fällen eine regelrechte Karyokinese vollzogen worden, ohne dass eine Spur von einem Centrosom sichtbar geworden wäre. Es waren nicht einmal archoplasmaartige Anhäufungen an den Polen zu konstatiren. Dieselben stachen vielmehr als spitze Kegel scharf vom umgebenden Plasma ab.

Wenn in früheren Stadien um den Kern eine Vacuole gebildet worden ist, so kommen zwei Möglichkeiten in Betracht. Es handelt sich hierbei zunächst nur um Kerne, welche kompakte Achromatinkegel vorgestossen haben. Beispiele von solchen bieten uns die Fig. 15 und 35.

Ausserdem kann man zahlreiche solche Bilder in der schon oft erwähnten Arbeit der Gebr. Hertwig finden. In meinem Material war eine Vacuole nicht so häufig zu finden, wie es in

jenem der Fall gewesen sein muss. Immerhin waren sie häufig genug, dass ich über ihre Entwickelung Einiges aussagen kann. Entweder gelingt es dem betreffenden Kern, nachdem er die Polkegel gebildet hat, die Wirkung der Vacuole zu überwinden — diese verschwindet dann, denn auf späteren Entwickelungsstadien dieses Typus ist keine solche mehr aufzufinden —, oder falls es ihm nicht gelingt, unterliegt er einer Rückwärtsmetamorphose, welche ihn zwingt, sich späterhin in der Entwickelung dem zweiten Haupttypus anzuschliessen. Beispiele dafür will ich nach Besprechung des letzteren noch in Kürze anführen.

Zweiter Haupttypus der Entwickelung.

Derselbe ist dadurch ausgezeichnet, dass die achromatische Substanz von Anfang an nicht in compakten Massen auftritt. Auch hier verschwindet das Mittelstück des Spermatozoons unter gleichzeitiger Auflockerung des chromatischen Köpfchens in der Masse desselben. Manchmal sieht man während dieses Vorganges schon das Spermaköpfchen grob granulos erscheinen (Fig. 23). Oefter aber verschwindet das Mittelstück, ohne dass man den Vorgang genauer verfolgen kann, und gleichzeitig wird das Köpfchen in seiner Masse gelockert, erscheint gequollen und zeigt eine blassere Färbung, indem auf der ungefärbten Grundmasse distinkte dunkle Partikeln sichtbar werden. Man kann nach dem Verschwinden des Mittelstückes alle Uebergangsstufen noch auffinden vom ganz homogen, dunkelgefärbten Kern, einem etwas blasseren, fein staubartig punktirten Zustand bis zu ganz groben Granulationen. Einen Kernfaden habe ich in meinen Präparaten relativ selten aufgefunden (Fig. 46—50).

Die bisher geschilderten Stadien des zweiten Typus entstammen einer Portion von Eiern, welche $^1/_4$ Stunde nach erfolgter Besamung konservirt worden war. Die nach $^1/_2$ und 1 Stunde konservirten Portionen weisen ausser Kernen auf dem gleichen Stadium und solchen, welche dem ersten Typus angehören, eine Reihe solcher mit sehr merkwürdigen Umbildungen auf, welche wir wohl an die oben geschilderten Kerne mit homogenem oder granulirtem Aussehen anschliessen müssen.

Aus den dunklen Klumpen, welche die Gesammtmasse der Kernsubstanzen in sich begreifen, ragen jetzt feine achromatische Fäden hervor. Dieselben sind entweder auf 3 oder 4 Pole

hauptsächlich vertheilt und stellen dann etwas stärkere Fäden dar — stets aber schmächtigere Gebilde als die Polkegel des ersten Typus —, oder sie sind nach allen Seiten hin strahlenförmig als feine Fäden ausgestreckt. Man vergleiche die Fig. 52, 53, 54, 55, 56, 57. Fig. 54 zeigt uns eine interessante Zwischenform, indem zugleich mit den feinen Strahlen ein kleiner achromatischer Kegel, mit streifiger Differenzirung vorhanden ist.

Die weitere Entwickelung ist dadurch bezeichnet, dass einmal auf den achromatischen Strahlen kleine chromatische Elemente centrifugal wandern. So sind denn die meisten der feinen Fäden stecknadelkopfartig verdickt, indem ihr peripheres Ende mit einem chromatischen Körnchen geschmückt erscheint. Man erhält so Bilder, welche lebhaft an die von Schaudinn (94) beschriebene Theilungsform bei Foraminiferenkernen erinnert; mechanisch liegt den beiden verglicheneu Vorgängen wohl auch dasselbe Moment zu Grunde: die Bewegungssubstanz, das Achromatin oder Linin wird zur Lokomotion des an sich bewegungsunfähigen Chromatins verwendet.

Je nach der Anzahl der primären soeben besprochenen radialen Lininbalken schlägt die Metamorphose des Kerns verschiedene Bahnen ein. Wir betrachten zunächst denjenigen Modus, welcher von einer 3—4 strahligen Figur ausgeht. Die wenigen ins Protoplasma vorragenden Lininfäden tragen auf ihrer Spitze ein deutliches Korn färbbarer Substanz. Ob das Chromatinkorn auf der strömenden Substanz des ausgestreckten Lininfadens nach aussen gewandert ist oder bei der Ausstreckung desselben gleich mit nach aussen vorgedrückt wurde, kann ich nach meinen Präparaten nicht endgiltig entscheiden.

Ich bin sehr geneigt, mich für die letztere Möglichkeit zu entscheiden, denn in keinem der deutlichen Präparate war das Chromatin anderswo, als am Ende des Lininfadens nachzuweisen. Es wäre auch schwer einzusehen, warum dann nicht auch eine Rückwanderung der Chromatinkörner zum centralen Klumpen möglich wäre, während die Thatsachen im Gegentheil eine successive Auflösung des letzteren und eine peripherische Verlagerung seiner Substanz beweisen. Dabei erhält jedes verlagerte Chromatinkorn seinen eigenen Lininbalken (Fig. 52, 56).

Parallel mit diesen Erscheinungen gehen weitere Verände-

rungen der achromatischen Substanz, und diese sind es hauptsächlich, welche verschiedene Entwickelungsmodi bedingen. Zwischen den einzelnen Lininstrahlen sehen wir weitere Lininbrücken sich ausspannen, welche abermals, wie im ersten Typus, die morgensternartige Figur in eine polyedrische überführen. Aber in diesem Typus sind beide Stadien durch den viel geringeren Reichthum an Linin ausgezeichnet. Die kräftige Figur des ersten Typus ist hier durch ein spinngewebeartiges feines Gerüst vertreten (Fig. 55, 56). Mit der Zeit vermehrt sich jedoch der Vorrath an Achromatin in der peripheren Region und indem dabei einzelne der Fasern untereinander zu verkleben scheinen, entsteht ein compactes Gebilde. Abgesehen von der hier viel fortgeschritteneren Vertheilung des Chromatins gelangen wir somit zu Figuren, welche den multipolaren Spindeln des ersten Typus sehr ähnlich sind. Das Chromatin ist auf einem feinen Netzwerk aus Linin vertheilt, welches in seiner Configuration noch deutlich die Entstehungsweise der Spindel verräth (Fig. 33).

Der zweite hier zu schildernde Entwickelungsmodus dieses Typus geht von der vielstacheligen, durch den Reichtum an geknopften Lininstrahlen einem Nadelkissen gleichenden Kernfigur aus. Diese Veränderungen zeigen sich vor allem an solchen Kernen, welche von einer Vakuole umgeben waren.

Ein typisches Beispiel bietet die Figur 51; der in einer Vakuole gelagerte, aus Chromatin und Achromatin bestehende Kernrest hat zahlreiche geknopfte Strahlen entsendet, von denen die Mehrzahl den Rand der Vakuole noch nicht erreicht haben. Die Fig. 54 zeigt uns ein weiteres Stadium. Die Bestandtheile des Linins und wohl auch des Chromatins, welches sich an der Peripherie befinden, haben offenbar hier schon begonnen eine Kernmembran zu bauen. In der Fig. 57 sehen wir dieses Werk vollendet. Aber damit ist der ganze Vorgang nicht zum Abschluss gebracht; der Kern rüstet sich zu neuen Theilungen. An der einen Seite der Kernmembran sehen wir bereits eine Anhäufung des Archomatins im Entstehen, und Strahlungen im Plasma deuten an, dass an dieser Stelle lebhafte Prozesse sich abzuspielen beginnen. Dieses Bild erinnert sehr an die ersten Stadien der Spindelbildung, wie sie R. Hertwig bei der parthenogenetischen Entwickelung des Seeigel-Eikernes beschreibt. Wahrscheinlich bilden diese Vorgänge, welche der Portion 3 Stunden

nach der Besamung entstammen. die Einleitung zur Bildung von Spindeln, wie sie sich vereinzelt in der 1 Stunde später konservirten Portion vorfinden.

Leider ist es mir nicht gelungen, in meinem Material Bilder der Spaltung der Aequatorialplatte und der von da aus zu den Metaphosen führenden Stadien aufzufinden. Letztere selbst habe ich jedoch beobachten können; die Fig. 41—43 geben uns ein Bild von diesen Vorgängen. Die Chromosomen scheinen zunächst unregelmässig einer kleinen Anhäufung von Achromatin anzukleben (Fig. 41). Sie selbst sind von sehr verschiedener Grösse; auch ist die Masse des Chromatins nicht gleichmässig auf die beiden Theilprodukte vertheilt. Die Chromosomen sind zum Theil stabförmig, zum Theil hakenförmig, einige auch kugelig, in der Form und Grösse ebenso variirend, wie wir es bei den Spindeln sahen. Das Achromatin bildet eine unregelmässige Masse, welche gegen das umgebende Plasma durchaus nicht immer scharf abgegrenzt erscheint.

Im weiteren Verlauf der Kernrekonstruktion wird diese Abgrenzung schärfer, das Achromatin bildet ein Retikulum. Dabei wird zugleich eine Kernmembran gebildet, in welche successive chromatische Bestandteile eingelagert werden. Das Achromatin ist oft schon deutlich retikulirt, ehe die Membran fertig gebildet und damit eine scharfe Abgrenzung gegen das umgebende Plasma gewonnen ist (Fig. 42). Während dieser Vorgänge sind die Chromosomen in ziemlich kleine Elemente zerfallen, welche annähernd gleiche Grösse haben. Das Retikulum ist wohl ausgebildet und die Kerne haben offenbar durch Aufnahme von Flüssigkeit aus dem umgebenden Plasma sehr an Volum zugenommen (Fig. 43).

Die Theilungen weiter zu verfolgen ist kaum möglich; ich bilde als Beispiel der verwirrenden Bilder, welche sich mitunter bieten, einen Schnitt durch ein Ei aus der Portion, welche 4 Stunden nach der Besamung eingelegt war, in Fig. 44 ab. Das Eimaterial ist ganz unregelmässig und ohne Zusammenhang mit der Kernteilung abgefurcht. Links oben enthält das Ei drei grosse Kerne, in einem abgefurchten Stück rechts davon befindet sich eine lockere Spindel, und die grosse untere Masse des Eies ist erfüllt mit vielen kleinen Kernderivaten, welche aus Klümpchen Achromatins mit anhängenden Chromatinkörnern bestehen;

es lässt sich garnicht sagen, was dem Eikern und was dem Spermakern entstammt. Es lässt sich nur aus der Analogie schliessen, dass die Körner aus dem Eikern stammen, wenn wir die Abbildung mit der Fig. 57 der Hertwig'schen Abhandlung vergleichen. Jedoch lässt sich das nicht mit Bestimmtheit sagen, ebensowenig, welche von den übrigen Kerngebilden etwa noch des nämlichen Ursprungs sind.

Hier seien noch einige Beispiele geschildert, welche für unser Urtheil nicht unwesentlich sind, welche sich aber in keine der besprochenen Reihen mit Sicherheit einfügen lassen.

In Fig. 31 hat sich am Spermakern, nachdem die Substanz des Mittelstückes und des Köpfchens verschmolzen war, eine Auflockerung des Chromatins vollzogen. Dasselbe ist in Form von Körnern von schwankender Grösse in dem homogenen Linin vertheilt. Das Linin selbst bildet noch eine compacte Masse, welche an zwei Stellen sich zipfelförmig auszuziehen beginnt. Ob diese Figur von den Anfangsstadien des ersten oder zweiten der oben geschilderten Typen abzuleiten ist, das kann ich nicht entscheiden. Im Grunde genommen ist dies auch unwichtig; die vorliegende Figur ist hauptsächlich interessant als weiteres Beispiel für die innige Durchdringung der Substanzen des Spermaköpfchens und des Mittelstücks.

Es ist möglich, dass sich an solche Stadien die Spindelbildung der Fig. 39 anschliessen lässt. Wir sehen da Ei und Spermakern in eigenthümliche halbmondförmige Spindeln umgewandelt. Dieser Halbmond erscheint als eine vakuolenartige Bildung, welche beim Spermakern einzelne achromatische Längsfasern durchziehen. Die Hauptmasse der achromatischen Substanz ist zu eigenartigen hirschgeweihförmig verästelten Bildungen verbraucht, an denen das Chromatin in Gestalt feiner Stäbchen und Körnchen aufgereiht ist. Es ist nicht unmöglich, dass auch diese aberrante Art der Spindelbildung zur Vollendung der Theilung führt.

Nicht minder eigenthümlich ist die kleine Spindelfigur, welche in Fig. 32 dargestellt ist; wir sehen hier eine käfigartige Gitterspindel den kleinen kompakten Chromatinklumpen umschliessen. Ueber den einen Pol dieser Spindel ragt eine weitere achromatische Zuthat hervor, indem zwei einfache starke Lininstränge, wohl von den Chromatinklumpen ausgehend, sich zu

einem Spitzbogen zusammenneigen. Diese Bildung ist wohl abzuleiten von einer gestreckten bipolaren Spindel des erten Typus, bei welcher die polar zusammenlaufenden Lininfäden zu wenigen starken Strängen verklebt sind.

Umwandlung des Spermakerns im polyspermierten Ei.

Die Polyspermirung der Eier war in der oben angeführten Weise vorgenommen worden, und es wurden Portionen des Materials in Intervallen von je einer halben Stunde, vom Zeitpunkte des Samenzusatzes ab gerechnet, in Pikrinessigsäure konservirt.

Wir betrachten zunächst nur diejenigen Fälle, in denen der Spermakern ohne mit anderen seinesgleichen oder dem Eikern in ein wechselseitiges Verhältniss zu treten, zur Entwickelung kam. Da, wie bereits oben erwähnt, mein Material einer stark polyspermirten Serie entstammt, sind solche Präparate nur aus den frühen Stadien häufig. Jedoch lieferten auch die späteren Stadien hinreichend viele Bilder, so dass wir uns ein klares Bild von der Spindelbildung machen können.

Bei einem Blick über die hierher gehörigen Figuren wird es auffallen, dass die Plasmastruktur ausserordentlich scharf und deutlich sichtbar ist. Dies ist wohl auf die Reizwirkung des Strychnins zurückzuführen, da ja stets im bewegten Plasma derartige Strukturen besonders stark hervortreten.

Was ferner die Art und Weise der Entwickelung anlangt, so lassen sich im Allgemeinen sämtliche Bilder in die beiden Haupttypen der ersten Serie einreihen. Vakuolenbildung trat selten auf. Die Phasen des ersten Haupttypus waren relativ selten, waren sämtlich primär zweipolig und gestreckt; geknickte Spindeln habe ich niemals aufgefunden.

Bei weitem häufiger waren Bilder, welche Stadien des zweiten Haupttypus entsprachen, wobei vor allem die Bildung der zweipoligen Spindel an viel zahlreicheren Fällen sich verfolgen liess, als in der ersten Serie.

Die nach einer halben Stunde konservirte Portion wies noch Spermatozoen in allen möglichen Stadien der Drehung auf. Spermaköpfchen und Mittelstück waren stets deutlich von einander getrennt und gegen die Umgebung scharf abgesetzt. Von einem besonderen Centrosoma war ebensowenig wie in der ersten Serie

etwas zu sehen. Das Mittelstück war gewöhnlich fein granulirt, in Fig. 58 weist es eine Art von Retikulirung auf, durch welche es in drei Abtheilungen in der Querausdehnung getheilt erscheint. Die Strahlung im Protoplasma setzt sich nicht an das Mittelstück speciell an, sondern geht scheinbar von der ganzen Oberfläche des Spermakerns gleichmässig aus. Ob letztere Beobachtung den Thatsachen entspricht, oder nur vorgetäuscht ist, indem die Strahlen über das Spermaköpfchen hinweg zum Mittelstück sich erstrecken, ist an meinen Präparaten nicht zu entscheiden.

Schon jetzt lässt sich an den Kernen eine Reihe von Umbildungen verfolgen. Auch hier sehen wir mitunter Bilder (Fig. 48 a), welche das Mittelstück ins Innere des Chromatinklumpens eintretend zeigen. Hieran schliessen sich die Fig. 61, 62, 63, welche uns Umbildungen zu jungen Spindeln mit zwei opponirten Polplatten nach Analogie der ersten Serie zeigen. An diese wiederum schliessen sich die Fig. 70 und 71 an. Wir sehen hier wohlgebildete Spindeln vor uns; in Fig. 70 ist das Linin in zahlreiche feine Fasern vertheilt, während es in Fig. 71 zu wenigen kräftigen Strängen verklebt erscheint. Von letzteren gehen einige von Pol zu Pol durch; einer setzt sich jedoch mitten auf der Chromatinkugel an. Das Bild erinnert einigermaassen an die Fig. 32, welche ich bereits oben besprochen habe, und erleichtet deren Deutung.

Die Spindeln der Fig. 70 und 71 sind beide mit wohl entwickelten polaren Strahlensystemen ausgestattet. Der centrale Theil derselben erscheint in Fig. 71 fein granulirt und bildet im Zusammenhang mit einer ebenso beschaffenen Parthie um den centralen Theil der Spindel einen die ganze Theilungsfigur umschliessenden Hof. Derselbe wird der Analogie nach wohl auf eine recht feine Retikulirung des Plasmas an jener Stelle zurückzuführen sein. Die ganze Erscheinung, insbesondere die Intensität der Strahlungen, ist als eine Folge der Strychninwirkung aufzufassen. Ueber diesen Hof ragen nach der rechten Seite einige Lininfasern hinaus, welche anscheinend durch Verklebung die Bildung eines dritten Pols begonnen haben. Die Theilungsvorgänge weiter zu verfolgen, lohnt nicht, da bei der starken Polyspermirung die einzelnen achromatischen Systeme sehr bald in innige Beziehungen treten, welch letztere auf die Vertheilung der beiden Kernsubstanzen die bekannten Wirkungen äussern.

Die dadurch entstehenden Bilder sind zu komplizirt, um bei der Lösung der hier behandelten Frage zu dienen.

Auch bei den polysperm befruchteten Eiern sehen wir, wie schon oben erwähnt, eine Anzahl Kerne sich nach dem zweiten der für die erste Serie geschilderten Typen entwickeln. Die spinngewebeartige Vertheilung der achromatischen Fäden konnte ich hier nicht feststellen; es herrscht in meinem Material eine Entwicklung mit Membranbildung vor.

Die Fig. 60 stellt einen in einer Vakuole eingeschlossenen Samenkern dar, bei welchem schon der Unterschied zwischen Köpfchen und Mittelstück geschwunden ist. Er erscheint als ellipsoider Körper, welcher ziemlich gleichförmig dunkel gefärbt ist, immerhin aber heller aussieht, als die intakten Spermaköpfchen. Weitere Entwickelungsstadien demonstriren die Fig. 64—66. Wir können eine Auflockerung der Kernmasse zu einem achromatischen Retikulum konstatiren, welches hauptsächlich aus radiären Strahlen besteht; auf denselben erscheint das Chromatin in Form feiner Körnchen vertheilt; das letztere zeigt in Fig. 65 eine deutliche Tendenz zur Peripherie zu wandern.

Dieser Entwickelungsform steht eine andere nahe, bei welcher Chromatin und Linin ein kompakteres Gefüge beibehalten, ohne jedoch nach Art des ersten Typus in die Spindelbildung einzutreten. Es behält vielmehr der Kern zunächst noch seine kugelige oder ellipsoide Form bei, und das Linin ragt aus dem Chromatin in den Anfangsstadien in Form von Kugelausschnitten wie im ersten Typus hervor. (Fig. 67 und 68.) Die Entwickelung läuft nun in der Weise ab, dass das Achromatin offenbar in Folge von Aufnahme von Flüssigkeit aus dem Zellleibe aufquillt. Das Chromatin, welches an dieser Volumvergrösserung nicht merklich theilnimmt, wird nun immer mehr vertheilt, wodurch der Kern allmählich ein ungefähr vakuoläres Aussehen erhält. Die Fig. 69, 76, 72, 73, 74 illustriren diesen Vorgang. Mitunter wird auch das Chromatin in Streifen mehr oder weniger vertheilt (Fig. 75).

Während dieser Vorgänge beginnt der Kern bereits zur Spindelbildung überzugehen. Er war während der ersten Veränderungen kontinuirlich von einer gleichmässigen Strahlung umgeben, welche schon sehr früh auf den Mittelpunkt des Spermakerns eingestellt war und keine Polarität desselben erkennen

liess, wie die Fig. 58, 59, 71, 72 und 69 beweisen. In den Präparaten aus dem 1—1 $^1/_2$ Stunden alten Material lässt sich aber eine bipolare Einstellung der Strahlen erkennen, indem sie sich in zwei Gruppen getheilt haben, welche auf zwei diametral einander opponirte Punkte der Kernmembran zulaufen. An diesen Punkten kann man allmählich Verdickungen der achromatischen Substanz auftreten sehen, welche in der beginnenden Spindelbildung offenbar die Rolle von Centrosomen übernehmen.

Viel enger an die Bilder des zweiten Typus der ersten Serie schliesst sich die Spindel der Fig. 77 an. Die Kernauflösung ist hier offenbar auf dem Wege einer Retikulirung des Linins erfolgt, auf welch letzterem das Chromatin vertheilt erscheint. Einzelne Theile des Chromatins erscheinen in der Form von Bläschen innerhalb der Spindelfigur. Sie erinnern sehr an die „bläschenförmigen Chromosomen", wie sie in vielen Fällen bei Kerntheilungen schon geschildert wurden. Interessant ist an dieser Figur ferner die Retikulirung des Plasmas, welche innerhalb der Polstrahlungen bis zum Centrum sehr deutlich zu verfolgen ist und eine ungewöhnlich grobe Struktur zeigt.

Ich will an dieser Stelle noch einige weitere Präparate besprechen, welche gänzlich abweichende Bilder darstellen, wie wir aber später sehen werden, wohl geeignet sind, unsere Anschauungen über das Wesen und die Entstehung des Centrosomas zu stützen. Die Fig. 78 zeigt eine vielpolige Bildung, bei welcher 3 gutausgebildete Polstrahlungen mit einer vierten schwächeren zu einem gemeinsamen System vereinigt sind; abseits im Eiplasma liegt eine fünfte Strahlung, welche wohl einem im nächsten Schnitt gelegenen System angehört. Das Präparat entstammt der nach 1 $^1/_2$ Stunden konservirten Portion. Es haben sich zu dem ganzen Gebilde, worauf ausser der Multipolarität auch die hohe Zahl der Chromosomen deutet, offenbar mehrere Spermatozoen vereinigt. Die Spindelfasern sind deutlich und kräftig. Jeder der Pole der 3 gut entwickelten Strahlungen ist mit einem Centrosom versehen, von denen das eine sogar bläschenförmig ist; es besitzt im Centrum einen dunklen Punkt, von welchem ganz dünne Netzbälkchen radiär zur kreisförmigen Peripherie laufen. Von diesem Pol geht eine deutliche Halbspindel aus, welche mit den Spindelfasern der übrigen Pole in Berührung tritt und in ihrer peripheren Region Chromosomen

enthält. Von dem Pol rechts unten geht eine fast vollständige Spindel aus, während der dritte gut entwickelte Pol nur eine schwächliche Halbspindel entsendet; der ganz schwache vierte Pol ist mit den letzteren durch eine minimale Spindel verbunden.

Ein deutliches Centrosoma zeigt ferner das Umwandlungsprodukt des Spermakerns der Fig. 79. Dasselbe ist von einer Strahlung umgeben und hat eine Halbspindel gebildet, welche aus wenigen kräftigen Strahlen besteht. Die Mehrzahl derselben tritt mit einem kompakten Klumpen von Chromatin in Verbindung. Der letztere ist von einem blassen Hof umgeben.

III. Allgemeine Betrachtungen.

Das Centrosoma des Spermakerns. Indem wir uns zur Deutung der abgehandelten Thatsachen wenden, müssen wir uns zunächst über die Auffassung des Centrosomas des Spermakerns klar werden. Wie aus meiner Darstellung hervorgeht, habe ich ebensowenig wie Wilson, R. Hertwig u. A. jemals neben dem Mittelstück des Spermakerns ein morphologisch differenzirtes Gebilde, welches sich als Centrosoma hätte auslegen lassen können, am frisch eingedrungenen Spermatozoon wahrnehmen können. Ich fand sogar stets die Strahlung im Plasma auf das Mittelstück selbst centrirt. Eine Ausnahme macht natürlich das oben erwähnte stark polyspermirte Material, bei welchem die Strahlen scheinbar an der ganzen Peripherie des Spermakernes ansetzen. Es wäre weiterhin sehr verwunderlich, wenn ein innerhalb oder ausserhalb des Spermakerns gelegenes Centrosom bei den oben geschilderten Theilungsvorgängen nicht irgendwie betheiligt wäre. In solchem Falle wäre es doch geradezu wunderbar, wenn in den vielen hunderten gut konservirter und gut gefärbter Eier, welche ich untersuchte, keine Spur von einem solchen Gebilde mir zu Augen gekommen wäre.

Somit gelange ich zu derselben Ansicht, welche R. Hertwig in seiner jüngsten Publikation vertreten hat, dass nämlich beim Seeigelsperma das gesammte Mittelstück dem Centrosom entspricht. Diese Auffassung wird bedeutend gestützt durch die Umwandlung und Entwickelung, welche im normalen Verlauf der Befruchtung und der Bildung der ersten Furchungsspindel die Gesammtsubstanz des Mittelstücks eingeht.

In einigen Fällen erhielt ich bei polyspermirten Eiern,

wenn der eine oder andere Spermakern in nahe Berührung mit dem Eikern gelangt war, Bilder, welche durchaus der Darstellung Wilsons von der normalen Befruchtung entsprechen. So stellt uns Fig. 81 einen Spermakern dar, welcher eben den Eikern erreicht hat; die Substanz seines Mittelstückes — das Archoplasma Wilson's darstellend — hat sich an der Oberfläche des Eies ausgebreitet und in zwei Parthien getheilt, welche sich weiterhin im normalen Verlauf zu den Centrosomen der beiden Spindelpole ausgebildet haben würden. Wie man sieht, entspricht dies vollkommen der Abbildung und Darstellung Wilson's.

Uebrigens ist es mir wiederholt gelungen, eine schärfere Abgrenzung des Mittelstücks gegen das umgebende Plasma zu beobachten, als sie den früheren Autoren zu Gesicht kam. Ein solches Verhalten zeigt uns das Spermacentrum, wie wir das Mittelstück nach der oben gewonnenen Definition genauer benennen dürfen, in den Beispielen der Fig. 12, 58 und 59. Fig. 58 ist besonders interessant, da hier das Spermacentrum, wie schon oben erwähnt, durch Netzbalken deutlich in drei Abtheilungen getrennt erscheint. Ob dies der Ausdruck einer wabigen oder netzigen Struktur ist, kann man bei der Kleinheit des Objektes kaum entscheiden.

In Fig. 14 finden wir einen Fall dargestellt, der vielleicht geeignet ist, zu demonstriren, wie leicht man bei der Beurtheilung von Centrosomen und ähnlichen Gebilden Täuschungen unterliegen kann. Das Spermacentrum des dargestellten Kerns zeigte bei schwacher Vergrösserung ein scharf gesondertes Centralkorn. Eine starke Vergrösserung zeigte jedoch folgendes Bild: Innerhalb des Mittelstücks oder wahrscheinlich ihm anklebend sah man intensiv gefärbte Körner. Wäre das Präparat mit Eisenhämatoxylin gefärbt gewesen, so hätte man diese Körper kaum von achromatischen Bildungen unterschieden; ihre intensive Färbung mit Safranin lässt sie jedoch sofort als Chromatinpartikeln erkennen. Es handelt sich dabei jedenfalls um pathologische Bildungen, worauf auch ein weiteres, frei im Plasma liegendes Chromatinkorn hinweist.

Ableitung von Centrosoma und Spindelbildung. Nachdem wir nun festgestellt haben, dass Mittelstück und Centrosom des Samenkerns im Seeigelei ein und dasselbe Ge-

bilde sind, gelangen wir zur Aufstellung des Hauptresultates der vorliegenden Untersuchung.

Während R. Hertwig am Eikern nachwies, dass aus der achromatischen Substanz des Kernes Spindelfasern und aus diesen wiederum ein Centrosoma gebildet wird, habe ich den umgekehrten Gang der Dinge geschildert. Ich glaube durch diese Untersuchung festgestellt zu haben, dass aus dem Centrosoma sich eine vollständige Spindel und aus dieser wiederum das achromatische Kerngerüst bilden kann. Damit ist zugleich nachgewiesen, dass alle diese Bildungen einmal Kernderivate, und weiterhin gleicher Substanz sind.

Es hat sich damit im grossen Ganzen die Vermuthung R. Hertwig's, welche er in seiner Abhandlung in der Festschrift für Gegenbauer aussprach, glänzend bewahrheitet. Für unsere Gesammtauffassung macht es ja gar keinen Unterschied, ob der Spindelkörper sich nach Art der Centralspindel direkt aus den Verbindungsfasern des sich theilenden Centrosoms aufbaut, oder ob er seinen eigenen Weg einschlägt, wie wir oben gesehen haben. Die Hauptsache bleibt jedenfalls, dass sich die Spindel thatsächlich aus dem Material des Centrosoms aufbaut.

Somit sehen wir, dass der reife Spermakern alle Teile enthält, ebenso wie der reife Eikern, welche zu einer weiteren Entwicklung nothwendig sind. Infolge der speciellen Funktion des Spermatozoons sind diese Bestandtheile zur Erleichterung des Transports gleichsam sortirt und zusammengepackt. Während nun beim Eikern der Seeigel die selbständige Entwickelung durch einen Akt der Entmischung eingeleitet wird, scheint dieselbe beim Spermakern zunächst einen gewissen Grad der Vermischung beider Hauptsubstanzen zu fordern.

Damit sind wir zugleich bei der Frage angelangt, ob das Spermacentrum oder Mittelstück zugleich die Gesammtmasse der achromatischen Substanz des Spermakerns darstellt. Die eben erwähnte Thatsache, dass der weiteren Entwickelung eine gewisse Durchmengung beider Substanzen regelmässig vorausgeht, lässt es als sehr unwahrscheinlich erscheinen, dass das Spermaköpfchen mehr als nur ganz geringe Mengen von achromatischer Substanz enthalte.

Immerhin lassen jene Spermakerne, welche in unnormalem

Verlauf bereits während der Wanderung zum Eikern eine „Auflockerung", d. i. doch nichts anderes als eine Sonderung [1]) beider Substanzen, aufweisen, darauf schliessen, dass das Spermaköpfchen gewisse Quantitäten achromatischer Substanz besitzt. Ein ähnliches Verhalten zeigen in meinen Serien einzelne Spermakerne besonders in Fig. 58 b, wo das Spermaköpfchen gequollen und granulirt erscheint, ohne dass das Centrosoma gegenüber anderen Spermakernen von gleichen Volumen eine Grössenabnahme erkennen liesse.

Ich glaube überhaupt, dass die bis heute bekannt gewordenen Thatsachen das Chromatin als eine Substanz erscheinen lassen, welche an sich sowohl der Bewegung als auch der plastischen Gestaltungsfähigkeit entbehrt. Selbst die Chromosomen dürften auf achromatischer Grundlage aufgebaut sein; darauf weist besonders das Vorhandensein der lame intermédiaire hin.

Lauterborn (97) schildert in seinem Diatomeenwerk ein Verhalten der Chromosomen, welches nach meiner Ansicht über diesen Punkt einige Aufklärung gibt. Er schildert u. A. bei Surirella calcarata eine Form der Mitose, bei welcher sich die Chromosomen ohne Hilfe von Mantelspindelfasern zu den Polen bewegen; bei den meisten von ihm untersuchten Diatomeen geschieht diese Bewegung zum mindesten in Anlehnung an eine tonnenförmige Mantelspindel. Dabei ist aber ganz besonders bemerkenswerth, dass in denjenigen Fällen, wo keine Mantelspindel vorhanden ist, der ganze Knäuel der Chromosomen von einer dichten Masse einer schwach färbbaren Substanz umgeben ist. Ich vermuthe, dass es sich hier um Achromatin handelt, welches die Bewegung der Chromosomen polwärts vermittelt. Auf alle Fälle beweisen diese Beobachtungen Lauterborn's, dass man aus dem Nichtvorhandensein von Spindelfasern, welche an den Chromosomen ansetzen, nicht ohne Weiteres auf eine selbständige Bewegungsfähigkeit des Chromatins schliessen darf.

Auf Grund der oben gewonnenen Auffassung können wir an die Deutung des Vorkommens von echten Centrosomen bei multipolaren Figuren und Spermakernhalbspindeln herantreten. Die hierher gehörigen Bilder sind in den Figg. 78 und 79 dargestellt. Da ich die Befunde schon oben am Ende der 2. Abthei-

1) Wohl durch Quellung von Achromatin.

lung geschildert habe, brauche ich nicht mehr im Detail darauf einzugehen.

Auf Folgendes will ich nur aufmerksam machen: die Substanz des hier vorhandenen Centrosomes erreicht an Menge nur einen Bruchtheil des Spermacentrums, wie der Vergleich mit Leichtigkeit ergibt. Wir kommen somit zu folgender Auslegung: In Fig. 78 ist das ganze System, wie die Menge von Achromatin und Chromatin beweist, aus dem Zusammenwirken einer Anzahl von Spermatozoen entstanden. Indem nur ein Theil des Achromatins des Spermacentrums sich am Aufbau der Spindelfasern betheiligte, blieb hinreichend von dieser Substanz übrig, um hier und da ein Centrosom zu bilden; deutlich als solches vorhanden ist ja eigentlich nur eines.

In Fig. 79 liegt die Sache etwas anders. Da hat der Spermakern infolge irgend eines Umstandes gar keine Vollspindel gebildet, sondern nur eine Halbspindel. Vielleicht bieten die Figg. 82 und 83 aus einer polyspermen Serie des April 1896 die Anfangsstadien zu ähnlichen Bildungen; es ist bei diesen Figuren wohl zuzugeben, dass hier die weiteren Polkegel in anderen Schnitten liegen könnten; allerdings war gerade diese Serie ziemlich dick geschnitten.

War einmal die Spindel unipolar angelegt, so ist es nicht allzu gewagt anzunehmen, dass in solchem Fall infolge des Ueberflusses an achromatischem Material ein Centrosoma gebildet wurde. Ob aus einer solchen Figur später ein bläschenförmiger Kern rekonstruirt wird, oder was sonst mit ihr geschieht, konnte ich nicht feststellen.

Jedenfalls sehen wir aber, dass alle diese Erscheinungsformen, weit entfernt unsere Auffassung des Centrosomes zu irritiren, dieselbe vielmehr ergänzen und unterstützen.

Bewegung der achromatischen Substanz. Ueber die Kräfte, welche bei der Umwandlung der klaren Kegel im ersten Typus der oben geschilderten Umwandlungsformen in die gefaserten Halbspindeln, und beim weiteren Ausbau der Spindelfigur thätig sind, ist es bei dem heutigen Stand unseres Wissens noch kaum möglich, sich eine exakte Vorstellung zu machen. Einige der gewonnenen Kernbilder geben uns immerhin Hinweise, auf welchem Wege man die Lösung suchen muss. Wir haben gesehen, dass bei der Bildung

der Kernformen, welche die Figg. 51, 53, 54, 57 darstellen, wahrscheinlich centrifugale Strömungen des Linins maassgebend waren. Ich denke dabei an eine Strömung ähnlich der amöboiden Bewegung und fasse jene im gleichen Sinne, wie es mit dieser geschieht, als eine Folge der Contractilität der lebenden Substanz auf. Kennen wir doch auch amöboid bewegliche Kerne ruhender Zellen.

Ich glaube, dass die Annahme dieser primitivsten Bewegungsart der lebenden Substanz, der Strömung, für das Linin, viele Bilder der Kernmetamorphose zu beleuchten im Stande wäre. Es ist in meinen Präparaten ziemlich auffallend, dass die oben geschilderten geknickten Spindeln nur in den Serien mit gehemmter Befruchtung vorkamen, während die polyspermirten Eier schöne gestreckte Spermaspindeln aufwiesen. Allem Anschein nach hat dies seinen Grund darin, dass die polyspermen Eier mit Strychnin, die andern jedoch mit Choralhydrat behandelt waren.

Eine Möglichkeit der Deutung der Entstehung dieser geknickten Spindeln beruht nun auf folgender Erwägung: Wenn zu gleicher Zeit von den entgegengesetzten Polen des Kerns Substanzmassen vorgestossen werden, oder was im mechanischen Effekt auf dasselbe herauskommt, eine zähflüssige Masse in morphologisch scharf umschriebener Bahn ausströmt, so werden die Resultanten der in diesen bewegten Massen frei werdenden Energieen zwei in entgegengesetzter Richtung gradlinig einander opponirte Kräfte darstellen. Finden diese nun in der umgebenden Masse einen hinreichenden Widerstand, so werden entweder die betreffenden Gebilde sich verkürzen d. h. die bewegten Massentheilchen einen Rückstoss erfahren müssen, oder die letzteren werden irgendwie zur Seite ausweichen, d. h. die betreffenden Gebilde werden sich winkelig einstellen müssen.

Warum soll nun aber in den mit Chloralhydrat behandelten Eiern der Widerstand grösser sein, als in den strychninisirten? Es ist nach den Untersuchungen der Gebr. Hertwig bekannt, dass das Chloralhydrat auf die Kontraktilität des Plasmas ausserordentlich lähmend einwirkt, während im Gegensatz dazu Strychnin diese Eigenschaft einigermaassen erhöht. Nun meine ich, ein gelähmtes, träges Protoplasma, das zur Eigenbewegung nicht fähig ist, wird auch eher dem Vordringen des

Linins Widerstand entgegensetzen. Die Fähigkeit des Plasmas zum Ausweichen ist vermindert worden. Das mit Strychnin gereizte Plasma, im Gegensatz hierzu, antwortet auf den neuen Reiz, den das vordringende Linin ausübt, deutlich durch strahlige Anordnung, wie die Figg. 70 und 71 beweisen.

In dieser Weise suche ich mir jene eigenthümlichen Winkelfiguren als einfaches Ergebniss der vorhandenen Verhältnisse zu erklären.

In einzelnen Fällen, welche in Eiern mit gehemmter Befruchtung zur Beobachtung kamen, habe ich auch die von den Gebr. Hertwig geschilderten isolirten Strahlungen aufgefunden. Wie in Fig. 45 dargestellt findet man nicht selten die Substanz des Centrosomes am Spermakern selbst verschwunden; der Kern ist etwas gequollen. In seiner Nähe erscheint, ohne Zusammenhang durch Fasern mit ihm zu zeigen, eine intensive Plasmastrahlung, deren Mittelpunkt bei Heidenhain'scher Färbung eine nicht ganz deutlich abgegrenzte feingranulirte Substanz bildet. Ich glaube, dass man diese Substanz mit ziemlicher Sicherheit von dem Spermacentrum, wenigstens einen Theil desselben, ableiten kann, dass sie somit auf die achromatische Kernsubstanz zurückzuführen ist. Nun findet man diese Strahlungen nicht selten weit entfernt von jeglicher chromatischen Substanz. Man muss wohl annehmen, dass sie durch die Wirkung des Giftes vom Spermakern getrennt werden und ein ganz selbständiges Dasein führen. Ob diese Gebilde sich zu „achromatischen Kernen" umzuwandeln oder Theilungserscheinungen aufzuweisen im Stande sind, habe ich nicht nachweisen können. Aehnliche Erscheinungen hat ja auch Boveri schon in seiner Abhandlung „Ueber partielle Befruchtung" geschildert.

In dieselbe Kategorie fallen wohl auch die von Morgan (96) im Seeigelei künstlich hervorgerufenen „Asteren"; deren Aufbau und eventuelle Umwandlungsformen genauer zu untersuchen, müsste von hohem Interesse sein.

Zur Ableitung von Centrosoma und Centralspindel. Ein Umstand, der aus der Abhandlung R. Hertwig's und meiner Untersuchung hervorgeht, dürfte vor allem geeignet sein, bei künftigen Spekulationen über die morphogenetische Ableitung von Centrosoma und Centralspindel zur Vorsicht zu mahnen.

Es ist dies die so ausserordentlich plastische Beschaffenheit des Linins, welche es ermöglicht, dass diese Substanz bei dem nämlichen Thier durch äussere Eingriffe gezwungen werden kann, fast sämmtliche postulirten Zwischenformen anzunehmen. Wir haben erfahren, dass die achromatische Substanz Spindeln ohne besondere polare Bildungen, Polplatten, Centrosomen, Centralspindeln u. s. w. formen kann. Diese Erwägung bietet uns für eine genetische Betrachtungsweise vor allen Dingen die Erkenntniss dar, dass wir mit der Möglichkeit einer vielfachen Parallelentwickelung mit gleichem Resultat rechnen müssen. Wie dies aufzufassen ist, will ich im Folgenden näher erläutern.

Bütschli hat auf der Zoologen-Versammlung in Bonn 1896 im Anschluss an die theoretischen Auseinandersetzungen von Schaudinn und Lauterborn bereits darauf aufmerksam gemacht, dass Schaudinn's Untersuchungen an Heliozoën Brauer's Befunde bei der Spermatogenese von Ascaris und endlich diejenigen von Blochmann und Keuten bei Euglena eine andere Deutung der Entstehung des Centrosomas, als sie die genannten Forscher anstrebten, zulasse; er dachte dabei besonders an eine Entstehung des Centrosoms im Inneren des ursprünglichen Kerns nach Art einer endogenen Kernbildung.

Schaudinn und Lauterborn gingen in ihren Spekulationen von den Verhältnissen bei Amoeba binucleata aus; von deren gleichgearteten beiden Kernen leiteten sie durch Annahme einer Arbeitstheilung einerseits Makro- und Mikronucleus der Infusorien, anderseits Kern und Centrosoma der Matazoen ab. Aehnliche Erwägungen hatte übrigens schon R. Hertwig in seiner bereits früher abgeschlossenen, aber später erschienenen Abhandlung (96) angestellt, wie er denn auch der erste war, welcher eine verschiedenartige Entstehungsweise der Centrosomen ins Auge fasste (95).

Um zu einer richtigen Auffassung zu gelangen, muss man nach meiner Ansicht die Verhältnisse der Centralspindel vor allen Dingen berücksichtigen. Heidenhain sagt ganz mit Recht: „Centrosoma und Centralspindel bilden der Genese nach ein Ganzes.“ Und wir können noch einen Schritt weiter gehen, indem wir die Centralspindel für das primäre Gebilde erklären, aus dem erst in der Folge sich Centrosomen herausbildeten. Heutzutage wird es kaum mehr auf Widerspruch stossen, wenn

man die Amitose als die ursprünglichste Form der Kerntheilung ansieht und von ihr aus eine Ableitung der übrigen Formen versucht. Nun sehen wir aber im amitotisch sich theilenden Kern im Grunde genommen die gesammte achromatische Substanz zu einer einheitlichen homogenen Centralspindel vereinigt, in deren Substanz das Chromatin in Form feiner Körnchen vertheilt erscheint.

Gehen wir von dieser Grundlage aus, so wird uns sofort klar, welche Fülle von Wegen der Entwickelung offen standen, um zu den uns bekannten Kerntheilungsformen zu gelangen; mit anderen Worten, wir sehen ein, dass alle derartigen Spekulationen an den Thatsachen wenig Stützen finden, da wir von den Zwischenformen noch gar zu wenig wissen.

Von der Amitose ausgehend bieten sich uns sofort 3 Wege dar, welche eine Weiterentwickelung einschlagen konnte. Einmal konnten im Protoplasma nach einer Kerntheilung ohne folgende Zelltheiluug 2 Kerne verbleiben, welche sich beide immer gleichzeitig theilten und sich zu je zweien immer auf die Tochterthiere vererbten. Ein weiterer Fortschritt mochte nun diesen Kernen eine primitive Mitose zu ertheilen, indem Polplatten gebildet und weiterhin das Chromatin zu einfachen Chromosomen differenzirt wurde: Die Entwickelungshöhe der Amoeba binucleata, von welcher aus man sich den weiteren Fortschritt nach dem Lauterborn'schen Schema vorstellen kann.

Ebenso leicht fällt uns aber die Vorstellung, dass von der Amitose aus eine Differenzirung innerhalb des einheitlichen Kerns auftrat, indem die Hauptmasse der achromatischen Substanz sich zu einer Centralspindel umwandelte, um welche sich nach aussen hin das Chromatin, gestützt und geleitet durch den Rest der achromatischen Substanz, anschloss. Diesen Zustand sehen wir z. B. bei Euglena erreicht. Aus einem solchen Kern kann nun die Centralspindel (= dem Nucleolo-Centrosoma Keuten's) nachträglich herausgerückt sein, wie es ja Schaudinn bei Oxyrrhis marina experimentell herbeiführen konnte. Ein solches Heraustreten aus dem Kern erscheint mir wenigstens plausibler als der von Schaudinn postulirte secundäre Eintritt des Nucleolo-Centrosomes in den Kern der Flagellaten. Ebensogut kann aber auch das Nucleolo-Centrosoma, ohne aus dem Kern heraus zu treten, einen Theilungsmodus mit faseriger Umbildung eines

Theiles seiner Substanz annehmen; d. h. es kann sich in ein intranucleäres Centrosom umwandeln, welches bei jeder Theilung eine intranucleäre Centralspindel bildet. Hier oder im Verlauf weiterer Differenzirungen kann es dann weiterhin in die sogleich zu besprechende dritte Möglichkeitenreihe an irgend einer Stelle sich einfügen.

Diese dritte Reihe geht ebenfalls von der Amitose aus; den nächsten Schritt würde die Differenzirung von Polplatten darstellen, ein Verhalten, wie es die Makronuclei der Spirochoninen darstellen. Die Ausbildung einer faserigen Spindel und höher entwickelter Chromatineinheiten würde etwa durch Actinosphaerium repräsentirt.

Von diesem Stadium aus können wir nun entweder zum Stadium der Amoeba binucleata gelangen und von da aus in bekannter Weise weiter; oder es tritt eine andere Form der Weiterentwickelung ein, indem zunächst die Polplatten eine erhöhte Bedeutung gewinnen [1]), wofür wir ein schönes Beispiel in der jüngst von Mitrophanow (96) beschriebenen Kerntheilung bei Collozoum kennen. Ich mache darauf aufmerksam, wie hier in späteren Stadien, wo die Tochterplatten den Polen sehr ge-

1) Wenn wir die oben vermuthete Bewegungsweise des Linins durch Strömung annehmen, so gelangen wir auch in dieser Beziehung zu bemerkenswerthen Gesichtspunkten; ich will, was ich meine, hier nur in aller Kürze andeuten: die einfach wie eine sich theilende Amoebe auseinanderströmende Centralspindel der Amitose kann wohl eine zweckentsprechende Vertheilung der diffus vertheilten Chromatinkörnchen herbeiführen. Mit der allmähligen Ausbildung von hochdifferenzirten Chromosomen, müssen um eine gleichmässige Vertheilung derselben herbeizuführen besondere Lenkorgane für sie geschaffen werden; dieselben bilden sich aus einem Theil der äquatorialen Parthie der Centralspindel. Dagegen wird die Bewegung des ganzen Gebildes hauptsächlich den peripheren Theilen des Organs zugeschoben; diese Theile entwickeln sich damit zu Polplatten und weiterhin zu Centrosomen. Letztere können nun auch aus dem Kern heraustreten und während der Kernruhe in irgend einer Form dauernd neben demselben liegen. Indem die Centralspindelfasern immermehr an ihrer Bedeutung als Druckfasern verlieren, könnte man sich auch Spindeln ohne solche vorstellen, welche also aus zwei Halbspindeln bestehen würden; die in diesem Falle hochentwickelten Centrosomen würden das Centrum der Bewegung bilden, solche Fälle sind ja schon wiederholt geschildert worden; sie würden die höchste morphologische Entwickelung dieser Reihe darstellen.

nähert sind, die Centralspindel scheinbar unter dem Zug der Polplatten, Bilder der Zerreissung bietet. Die weitere Entwickelung könnte den in der Anmerkung geschilderten Weg einschlagen, wobei auf jeder Stufe die achromatische Bildung in irgend einem Stadium den Kern vorübergehend oder dauernd verlassen kann. Jedenfalls würde auch dieser Weg zum gleichen Ziele führen. Auch sind alle angedeuteten Stadien in der Natur vorhanden, so kennen wir besonders bei pflanzlichen Zellkernen Beispiele, wo eine faserige Centralspindel mit oder ohne polare Bildungen vor Auflösung der Kernmembran innerhalb derselben gebildet wird.

Ich verzichte darauf, an dieser Stelle diese Andeutungen breiter auszuführen, hoffentlich werden sie wenigstens einigen heuristischen Werth besitzen.

Literatur-Verzeichniss.

Die Mehrzahl der einschlägigen Schriften ist aufgeführt bei R. Hertwig (96) und Erlanger (96), daher hier nicht ausführlich zusammengestellt.

Erlanger (96), Neuere Ansichten über die Struktur des Protoplasma, die karyokinetische Spindel und das Centrosom (im zool. Centralblatt 1896).

O. u. R. Hertwig (87), Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena.

R. Hertwig (95), Ueber Centrosoma und Centralspindel. Verh. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1895, Heft I.

Derselbe (96), Ueber die Entwickelung des unbefruchteten Seeigeleies. Ein Beitrag u. s. w. Festschrift für Gegenbaur. Leipzig 1896.

Lauterborn, R. (96), Untersuchungen über Bau, Kerntheilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig.

Mitrophanow (96), Note sur la division des noyaux de l'état végétatif des Sphérozoaires. Arch. Zool. Expérim 1896, T. 3 (citirt nach Selbstreferat im zool. Centralblatt 96, Nr. 25).

Schaudinn (94), Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung. Biolog. Centr.

Derselbe (96), Das Centralkorn der Heliozoën. Verhandl. deutscher Zool. Ges.

Zimmermann (96), Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Eine kritische Literaturstudie. Jena.